DOI: 10.5846/stxb201701060057
李华,沈洪艳,李双江,梁雅卓,卢传昱,张璐璐.富营养化对白洋淀底栖-浮游耦合食物网结构和功能的影响.生态学报,2018,38(6):2017-2030.
Li H, Shen H Y, Li S J, Liang Y Z, Lu C Y, Zhang L L.Effects of eutrophication on the benthic-pelagic coupling food web in Baiyangdian Lake.Acta Ecologica Sinica,2018,38(6):2017-2030.

富营养化对白洋淀底栖-浮游耦合食物网结构和功能的影响

李 华[1,2],沈洪艳[1],李双江[1,2],梁雅卓[1],卢传昱[1],张璐璐[1,2,*]

1 河北科技大学环境科学与工程学院, 石家庄 050000

2 河北省污染防治生物技术实验室, 石家庄 050000

摘要:国际湖沼学的长期研究发现,一个完整的湖泊生态系统应包括底栖食物网和浮游食物网,而营养条件变化会显著改变浅水湖泊中底栖-浮游食物网的结构和功能。为了明晰富营养化对浅水湖泊底栖-浮游耦合食物网结构和功能的影响,以浅水草型湖泊——白洋淀为研究区,运用野外监测和 ECOSIM 与 ECOPATH (EwE)模型相结合方法,构建白洋淀底栖-浮游耦合食物网的概念模型,模拟 1982—2011 年间富营养化对白洋淀底栖路径和浮游路径的结构和功能影响:(1)野外监测的结果表明,从 1999 年至今白洋淀一直处于富营养化状态;(2)EwE 模型模拟结果表明 1982—2006 年,总生物量呈下降趋势,下降比例达 66.38%;能流路径从以底栖路径为主转变为以浮游路径为主;(3)运用 Pearson 相关分析,结果表明:浮游植物与 TN(r=0.67,P<0.01)和 TP(r=0.37,P<0.05)呈显著正相关,而底栖藻类和大型沉水植物与 TN(r=0.77,P<0.01;r=0.67,P<0.01)和 TP(r=0.54,P<0.01;r=0.36,P<0.05)呈显著负相关。富营养化是白洋淀底栖初级和次级生产力向浮游初级和次级生产力转变的主要驱动力。采用科学的方法准确评估富营养化对湖泊底栖-浮游耦合食物网结构和功能的影响,可为湖泊生态系统管理提供技术和方法支持。

关键词:白洋淀;浮游路径;底栖路径;富营养化;ECOPATH 与 ECOSIM 模型(EwE)

Effects of eutrophication on the benthic-pelagic coupling food web in Baiyangdian Lake

LI Hua[1,2], SHEN Hongyan[1], LI Shuangjiang[1,2], LIANG Yazhuo[1], LU Chuanyu[1], ZHANG Lulu[1,2,*]

1 *College of Environmental Science and Technology, Hebei University of Science and Technology, Shijiazhuang* 050000, *China*

2 *The Biological Technology Laboratory for Pollution Control in Hebei Province, Shijiazhuang* 050000, *China*

Abstract: According to the research finding for the limnology, in the whole lake ecosystem it should be including benthic pathway and pelagic pathway, while the variation of nutrition conditions can significantly change the structure and function of the bethic-pelagic coupling foodweb. In order to certain the effects of eutrophication on the benthic-pelagic coupling foodweb in shallow lake ecosystem, Baiyangdian Lake as the study area. Field samping and ECOSIM with ECOPATH (EwE) model method were applied in this study, the conceptual model for benthic-pelagic coupling foodweb in Baiyangdian Lake was established, the effects of eutrophication on the benthic-pelagic coupling foodweb was monitored during the period of 1982—2011. The research finding was: (1) the result for the filed sampling was showed that the nutrition condition for Baiyangdian Lake was belonged to eutrophication from 1999 to 2011; (2) the result for the EwE model was showed that the total biomass of Baiyangdian Lake was decreased for 66.38%, and the main energy pathway was changed from benthic pathway to pelagic pathway; (3) through Pearson correlation analysis, the phytoplankton was showed significantly positive

基金项目:国家自然科学基金项目(41601547);国家重点基础研究发展计划(2015CB458900);河北省自然科学基金项目(D2017208003);河北省高等学校青年拔尖人才项目(BJ2017013)

收稿日期:2017-01-06; **网络出版日期**:2017-12-19

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhanglulu19850703@163.com

correlation with TN ($r = 0.67$, $P < 0.01$) and TP ($r = 0.37$, $P < 0.05$) while the periphyton and macrophyte were showed significantly negative correlation with TN ($r = 0.77$, $P < 0.01$; $r = 0.67$, $P < 0.01$) and TP ($r = 0.54$, $P < 0.01$; $r = 0.36$, $P < 0.05$). Therefore, eutrophication is the main driving force for the change from benthic primary and secondary productivity to pelagic primary and secondary productivity. Applying scientific method to evaluate the effects of eutrophication on the pelagic-benthic coupling foodweb is very important, it also can help to provide technology and method to the lake ecosystem management.

Key Words: Baiyangdian Lake; pelagic pathway; benthic pathway; eutrophication; ECOPATH with ECOSIM model (EwE)

湖泊容易受到各种生态系统水平压力的综合影响,这些压力对于群落和生态系统水平的影响很难在实验室的条件下进行模拟,食物网提供了研究种群和生态系统之间关系的桥梁。国际湖沼学的长期研究发现,一个完整的湖泊生态系统应包括底栖食物网和浮游食物网[1],而营养条件变化会显著改变底栖-浮游食物网的耦合关系,进而影响湖泊生态系统的结构和功能[2-3]。特别是在底栖-浮游食物网耦合关系较紧密的浅水湖泊中,这种影响尤为显著。如:在贫营养条件下,浅水湖泊以底栖初级生产力为主,底栖藻类占比高达80%—98%;而在富营养化条件下,则向以浮游初级生产力为主转变,浮游藻类占比接近100%[4]。

为了明晰富营养化对浅水湖泊底栖-浮游耦合食物网结构和功能的影响,本研究以浅水草型湖泊——白洋淀为研究区,对其水体、沉积物和底栖、浮游生物群落进行了大量的基础研究,收集了1982—2011年间白洋淀典型水生生物群落的生物数据,以及水体和沉积物的物理化学参数[5-6],通过野外监测数据和模型模拟相结合的方法构建了白洋淀底栖-浮游耦合食物网概念模型,模拟了1982—2011年间不同营养条件下白洋淀生态系统底栖和浮游路径能流时空变化,准确评估了富营养化对白洋淀底栖-浮游耦合食物网结构和功能的影响,将为湖泊生态系统管理提供技术和方法支持。此外,雄安新区要构建成蓝绿交织、清新明亮、水城共融的生态城市,紧邻“华北之肾”白洋淀,无疑将会提供重要生态支撑。

1 研究区域

白洋淀属海河流域的海河北系,总面积366km^2,平均水深2—4m,多年平均降水量510.1mm,是华北地区最大的浅水草型湖泊。白洋淀现有大小淀泊143个,毗邻村庄36个,有9条入淀河流,近年来由于自然因素和人为干扰的影响,除府河外,其余8条河流出现季节性断流,上游来水量锐减,主要依靠流域内调水和引黄河水。上游工业废水、生活污水经过府河进入淀区,导致淀区复合污染状况严重,且以有机污染为主,总体营养状态为中营养—富营养。近年来,白洋淀水质从Ⅲ类下降到Ⅳ类或Ⅴ类水,已频繁出现干淀、水质污染、生物多样性减少、生态结构缺失等生态环境问题。据调查,目前鱼类种群数量比20世纪50年代初减少约38.1%,这主要与水体富营养化等因素相关[7]。

2 材料与方法

2.1 样品采集

2.1.1 浮游藻类

运用孔径为112μm的浮游食物网收集浮游藻类,在水深小于2m、水团混合良好的水体,只采表层水样(0.5m)1000mL;水深3—10m的水体,应至少分别取表层(0.5m)和底层(离底0.5m)两个水样加以混合,各采500mL。计数用的水样用鲁哥式液加以固定,根据《湖泊生态系统观测方法》中浮游植物体积测定方法计算浮游藻类生物量[8]。

2.1.2 底栖藻类

将由碳纤维组成的生物膜采集装置分别固定在各采样点的水面下20cm处,培养时间为15d。各采样点均选择采集3个样品,所采集的生物膜用0.2μm滤膜过滤后的样点水悬浮,一份加入5%甲醛固定,用于藻类

鉴定;所有样品用冰盒保存后带回实验室分析。分别取 3 份生物膜平行样品,2mL 蒸馏水悬浮,然后用孔径为 0.2μm 的玻璃纤维膜过滤,称重,105℃干燥 24h 后称重,在 500℃马弗炉内烘干 1h 后称量样品灰,计算无灰干重,计算结果单位记为 g/m^2。

2.1.3 大型水草

在全面调查是基础上,根据水体特点和水生植物的分布规律,选取 3 条典型样带,将样地划分为 2m×2m 的样方,在采样点,将铁夹完全张开,投入水中,带铁夹沉入水底后将其关闭上拉,倒出网内植物。去除枯死的枝、叶及杂质,放入编有号码的样品袋内。从样品袋内取出部分鲜样品(不得少于 10%)作为子样品,在 60—80℃温度下烘干至恒重,即为子样品的干重,并由子样品干重换算为样品干重[8]。

2.1.4 浮游动物

运用孔径为 112μm 的浮游食物网收集浮游藻类,在水深小于 2m、水团混合良好的水体,只采表层水样(0.5m)1000mL,水深 3—10m 的水体,应至少分别取表层(0.5m)和底层(离底 0.5m)两个水样加以混合,各采 500mL。采得的水样应立即用碘液固定,通过沉淀法把水样中的浮游动物浓缩到小的体积中,浮游动物生物量的计算根据《湖泊生态系统观测方法》进行计算[8]。

2.1.5 底栖大型无脊椎类动物

参照《湖泊富营养化调查规范》进行,定量样品的采集利用改良的 $1/16m^2$ 彼德生采泥器,每个采样点重复采集 3—4 次。底泥在现场用孔径为 0.45mm 网筛洗涤,剩余物带回实验室,置于解剖盘中进一步分拣出底栖动物标本,用 10%的福尔马林溶液固定,物种尽可能鉴定到种、计数和称重。称量时,先用吸水纸吸去动物表面的水分,直到吸水纸表面无水痕迹为止。定量称重用电子天平,精确到 0.01g,节肢动物、环节动物精确到 0.001g。每个采样点的实验数据以平均值表示。定性采集使用三角推网,每个采样点采样 2—3 次,分离、鉴定同上[8]。

2.1.6 鱼类

在全面调查是基础上,根据水体特点和鱼类分布规律,选取 3 条典型样带,将样地划分为 2m×2m 的样方,在采样点,运用白洋淀淀区渔民捕鱼的渔网进行鱼类采样。鱼体的重量以 g 为单位,在称重过程中,所有的样品应保持标准湿度,以免因失重而造成误差[8]。

2.2 EwE 模型模拟

2.2.1 ECOPATH 模型

运用 ECOPATH 与 ECOSIM(EwE)6.4 模型,模拟白洋淀浮游和底栖路径时空变化规律。EwE 模型假设系统内物质守恒。

$$B_i\,(P/B)_i EE_i = Y_i + \sum B_j\,(Q/B)_j DC_{ij} + E_{xi} \quad (1)$$

式中,B_i为捕食组 i 的生物量;$(P/B)_i$为 i 组单位生物量的生产量;EE_i为生态效率;Y_i为产量(或为渔业捕捞量);B_j为捕食组 j 的生物量;$(Q/B)_j$为 j 组单位生物量的消耗量;DC_{ji}为 j 组在食物组 i 中所占比例。输入数据标准化,B 为每个组分的年湿重(t/km^2),P/B 和 Q/B 为每年捕食量和生产量所占湿重比,生态效率(EE)没有单位。对于每个功能组,需要确定 B,P/B,Q/B 这 3 个参数并调整 EE,然后检查 EwE 模型的稳态条件[9-11]。

2.2.2 功能组

把生境条件和捕食习性相似种群归为同一功能组,建立了包含 12 个功能组的白洋淀底栖-浮游耦合食物网(图 1):(1)浮游藻类,(2)底栖藻类,(3)大型沉水植物,(4)大型浮游动物,(5)小型浮游动物,(6)大型底栖动物,(7)小型底栖生物,(8)草食性鱼类,(9)杂食性鱼类,(10)肉食性鱼类,(11)其他鱼类和(12)碎屑(表 1)。

2.2.3 生态效率(EE)

EE 是指在生态系统内(通过食物网传递)种群生产量与消费量(或渔业捕获)之间的比例。EE 值域为

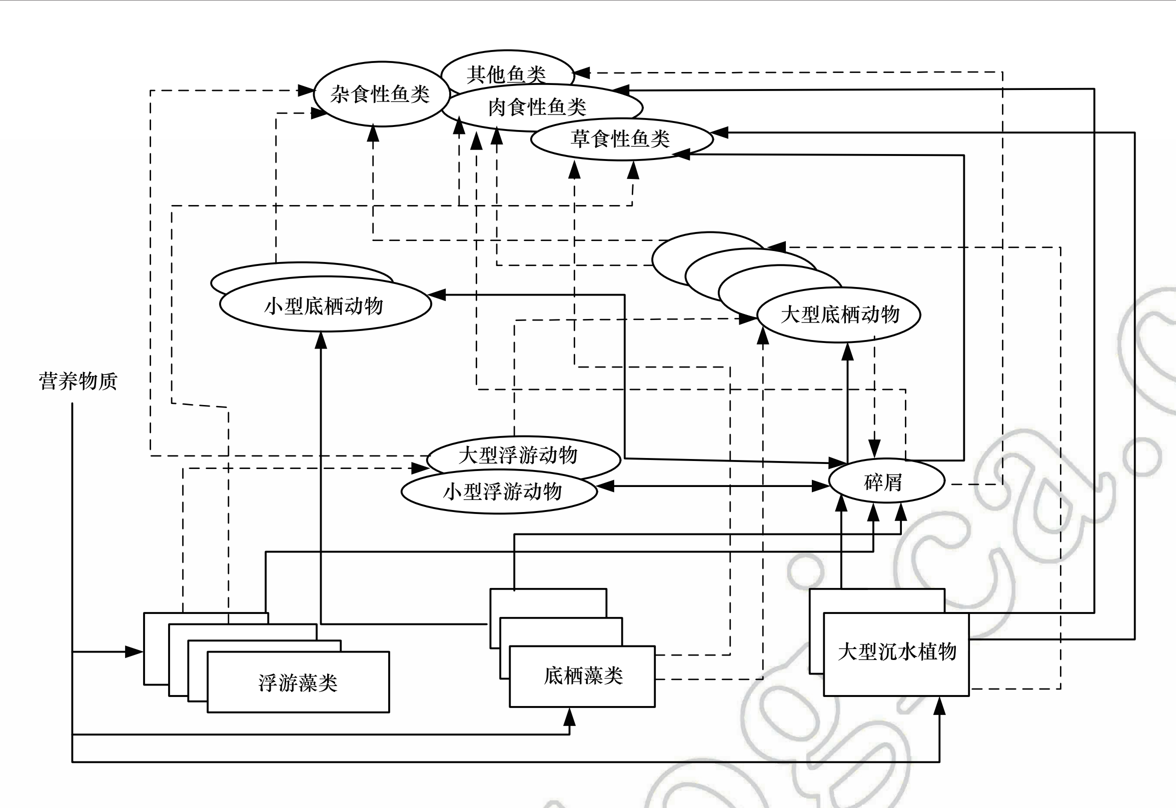


图 1 Ecopath 与 Ecosim-白洋淀浮游底栖耦合食物网概念图

Fig.1 Depiction of the Ecopath with Ecosim-Baiyangdian pelagic-benthic food web

实线表示物质流动方向,虚线表示能量流动方向

0—1 之间,EE 大于 1 表示输入参数在理论上不可行。当 EE 无法通过现场测量或经验关系来估计该参数,可用 EwE 模型中的其他参数计算[12]。

2.2.4 平衡模型

如果 EE 大于 1,表示模型不平衡,需要修改相关参数,直到总输入等于总输出,且所有功能组的总效率和 EE 都应小于 1。本研究收集了大量历史数据构建白洋淀 1982—2011 年间的 EwE 模型[13-19],得出了包含所有功能组的 B,P/B,Q/B 值和捕食组成(表 1 和表 2),该模型更详细的计算方法请参见相关文献[20-26]。

表 1 1982 年白洋淀模型的功能组

Table 1 The functional groups for the model in Baiyangdian Lake in1982

功能组 Compartments	生物量 Biomass (B)	生产/生物量 Productivity/ Biomass (P/B)	消耗/生物量 Consumption/ Biomass (Q/B)	营养级 Trophic Level (TL)	生态效率 Ecological Efficiency (EE)
肉食性鱼类 Carnivorous fish	2.00	1.16	3.87	3.11	0.727
杂食性鱼类 Omnivorous fish	6.40	1.24	7.82	2.62	0.843
草食性鱼类 Herbivorous fish	3.20	1.18	11.04	2.14	0.614
其他鱼类 Other fish	3.30	1.56	10.40	2.10	0.598
大型底栖动物 Macrobenthos	29.35	1.65	12.48	2.07	0.616
小型底栖动物 Microbenthos	1.45	5.42	108.60	2.0	0.515
大型浮游动物 Macrozooplankton	5.37	20.00	400.00	2.0	0.656
小型浮游动物 Microzooplankton	0.50	72.10	1400.00	2.0	0.625
浮游藻类 Phytoplankton	6.01	112.0	—	1.0	0.678
底栖藻类 Periphyton	28.37	84.30	—	1.0	0.123
大型沉水植物 Macrophyte	4325.00	1.25	—	1.0	0.547
碎屑 Detritus	395.00	—	—	1.0	0.313

表 2　2011 年白洋淀模型的功能组

Table 2　The functional groups for the model in Baiyangdian Lake in 2011

功能组 Compartments	生物量 Biomass (B)	生产/生物量 Productivity/biomass (P/B)	消耗/生物量 Consumption/biomass (Q/B)	营养级 Trophic level (TL)	生态效率 Ecological efficiency (EE)
肉食性鱼类 Carnivorous fish	1.12	0.86	2.87	3.01	0.864
杂食性鱼类 Omnivorous fish	9.40	0.97	7.26	2.48	0.821
草食性鱼类 Herbivorous fish	6.56	0.88	8.23	2.07	0.908
其他鱼类 Other fish	4.51	1.26	8.40	2.03	0.792
大型底栖动物 Macrobenthos	11.14	1.82	14.59	2.07	0.915
小型底栖动物 Microbenthos	2.94	4.50	90.00	2.00	0.928
大型浮游动物 Macrozooplankton	1.75	25.00	500.00	2.00	0.939
小型浮游动物 Microzooplankton	0.89	65.00	1300.00	2.00	0.635
浮游藻类 Phytoplankton	32.00	59.97	—	1.00	0.102
底栖藻类 Periphyton	13.18	44.30	—	1.00	0.109
大型沉水植物 Macrophyte	789.90	16.25	—	1.00	0.107
碎屑 Detritus	221.40	—	—	1.00	0.082

2.2.5　生产/生物量(P/B)

假设生态系统为稳态[27],且 P/B 被视为总死亡率(Z)[28]。总死亡率(Z)为物种的自然死亡率(M)和渔业捕捞死亡率(F)的总和($Z=M+F$),使用 Pauly's 经验方程估计 M[29-31]:

$$\mathrm{Ln}(M) = -0.0152 - 0.279\ln(L\alpha) + 0.6543\ln(K) + 0.463\ln(T) \qquad (2)$$

其中 La 和 K 是 von Bertalanffy 公式的参数;T 为白洋淀年平均地表水温;F 为经验数据。采集值 Z 是 P/B 的估计值。使用 Pauly 的经验公式估算所有未采集鱼类的自然死亡率(M),并认为其等于总死亡率(Z),因为捕捞死亡率(F)不影响这些物种,该 M 值直接视为 P/B。

2.2.6　消耗/生物量(Q/B)

该参数表示 1 年间单位生物量的食物消耗量(Q),即给定功能组每年对其自身生物量的消耗,这些参数估计来自 Fishbase 网站(www.fishbase.org)。

3　研究结果与分析

3.1　白洋淀中 TP 和 TN 年度变化

白洋淀中 TP 和 TN 年度变化结果表明,在 1982—2011 年间,白洋淀总磷(TP)浓度均值为(0.75±0.66) mg/L,TP 浓度范围为 0.00—2.60mg/L ($n=30$)。1988 年以后,总氮(TN)浓度的所有值均大于 2.0mg/L(平均值:(11.21±8.64) mg/L;$n=23$;图 2)。从 1999 年,TN、TP 和叶绿素 a 的营养状态指数[32]值都≥53,白洋淀呈富营养状态。湖泊中 TN∶TP 比值均值为 16.31±7.33($n=20$),TN∶TP 比值变化范围为 4.95—26.76。从 2002 年,因引黄济淀,TP 和 TN 的浓度急剧下降。

在 1982—2011 年间,白洋淀中 TN∶TP 比值≥17 有 19 年,表明磷对浮游藻类生长起限制作用[33-35]。在 1989、1990、1992—1994、1997、1999—2001 和 2004 年期间 TN∶TP 比值较低(<17),表明氮起限制作用。但近几年,当浮游藻类开始生长时,TN∶TP 比值增高(>25),表明磷在一定程度上制约浮游藻类生长。

3.2　白洋淀中 TP,TN,Chl a 季节性变化

在 2005—2009 年,营养条件呈季节波动(图 3)。TP 的浓度最大值出现在秋季,而在春末—夏初和秋末—冬初季节会快速下降($t=8.346$,$P\leq0.01$)(图 3);而 TN 浓度最大值出现在夏季,在夏末—秋初会快速下降。TN 浓度在 2005—2009 年期间呈周期变化(图 3),这种变化可能与降雨主要集中在夏季有关,夏季降水期增加了白洋淀水量,将湖泊中氮营养盐稀释。叶绿素 a(Chl a)值被用于估算藻类生物量,该值也随季节波

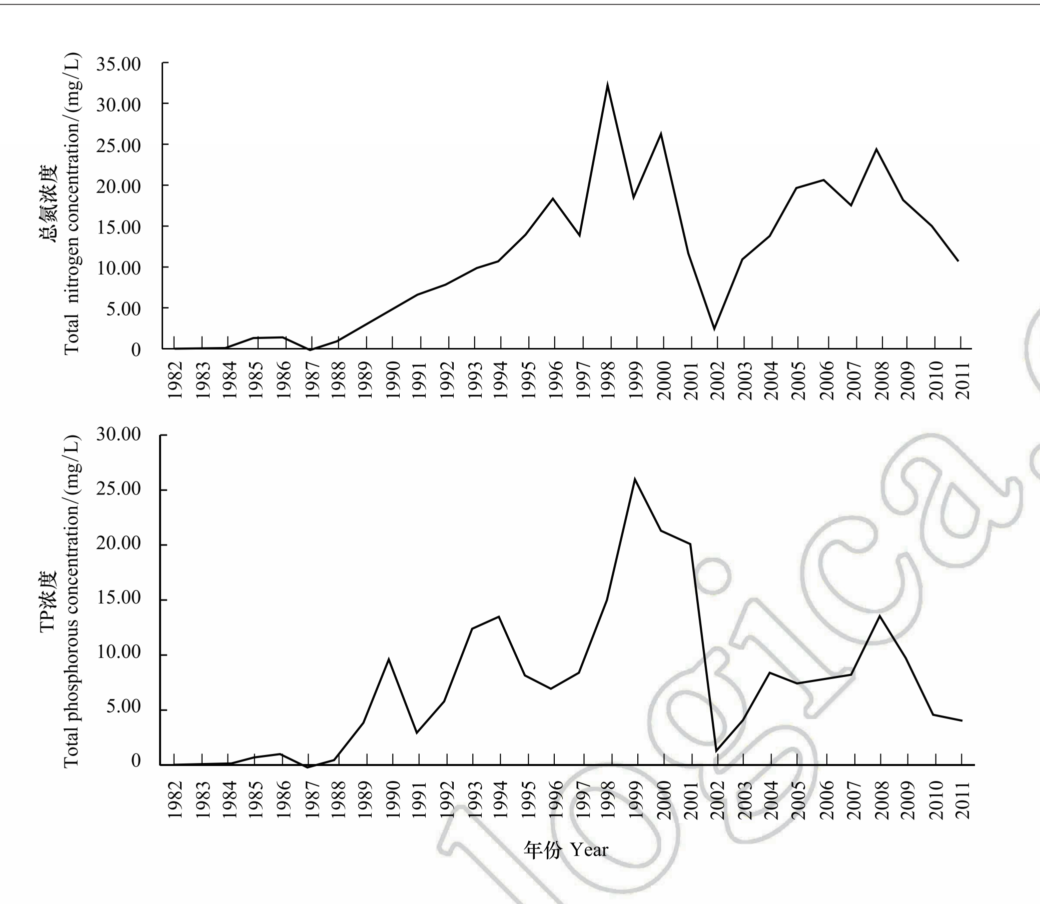


图 2 1982—2011 年研究期间白洋淀湖 TP 和 TN 的年变化量

Fig.2 Annual variations for TP and TN in Baiyangdian Lake during the study in 1982—2011

动,在 2005—2009 年间,Chl a 浓度范围为 11.1—285.3μg/L,波动幅度较大(>25 倍),平均值为(75.44±73.19) μg/L($n=35$)(图 3c)。运用相关分析,结果表明 Chl a 值与 TP 值($r=0.371$,$P<0.05$,$n=35$)呈现显著相关性,而与 TN 值的关系($r=0.708$,$P<0.01$,$n=35$)会因营养物季节性波动而呈现差异。

3.3 TP、TN 与生物功能组相关性分析

通过 Pearson 相关性分析结果表明,除大型浮游动物和碎屑外,其余功能组至少与一种营养指标显著相关(表 3)。其中,肉食性鱼类、大型底栖动物、底栖藻类和大型沉水植物与营养指标呈负相关关系;而杂食性鱼类、草食性鱼类、其他鱼类、小型底栖动物、小型浮游动物和浮游藻类与营养指标呈正相关关系。浮游藻类与 TN($r=0.67$,$P<0.01$)和 TP($r=0.37$,$P<0.05$)呈显著正相关,而底栖藻类和大型沉水植物与 TN($r=0.77$,$P<0.01$;$r=0.67$,$P<0.01$)和 TP($r=0.54$,$P<0.01$;$r=0.36$,$P<0.05$)呈显著负相关,碎屑与营养指标未见相关性(表 3)。

表 3 12 个生物功能组和营养指标之间的 Pearson 相关系数

Table 3 Pearson's correlation coefficients between the 12 compartments and nutrients

功能组 Comparments	总氮 Total Nitrogen (TN)	总磷 Total Phosphorous (TP)	功能组 Comparments	总氮 Total Nitrogen (TN)	总磷 Total Phosphorous (TP)
肉食性鱼类 Carnivorous fish	-0.738 **	-0.480 **	大型浮游动物 Macrozooplankton	-0.014	0.280
草食性鱼类 Omnivorous fish	0.392 *	0.547 **	小型浮游动物 Microzooplankton	0.750 **	0.484 **
杂食性鱼类 Herbivorous fish	0.487 **	0.142	浮游藻类 Phytoplankton	0.667 **	0.367 *
其他鱼类 Other fish	0.384 *	0.544 **	底栖藻类 Periphyton	-0.769 **	-0.542 **
大型底栖动物 Macrobenthos	-0.718 **	-0.434 *	大型沉水植物 Macrophyte	-0.671 **	-0. 364 *
小型底栖动物 Microbenthos	0.597 **	0.268	碎屑 Detritus	-0.321	0.021

* 在 0.05 水平相关性显著, * 在 0.01 水平相关性显著

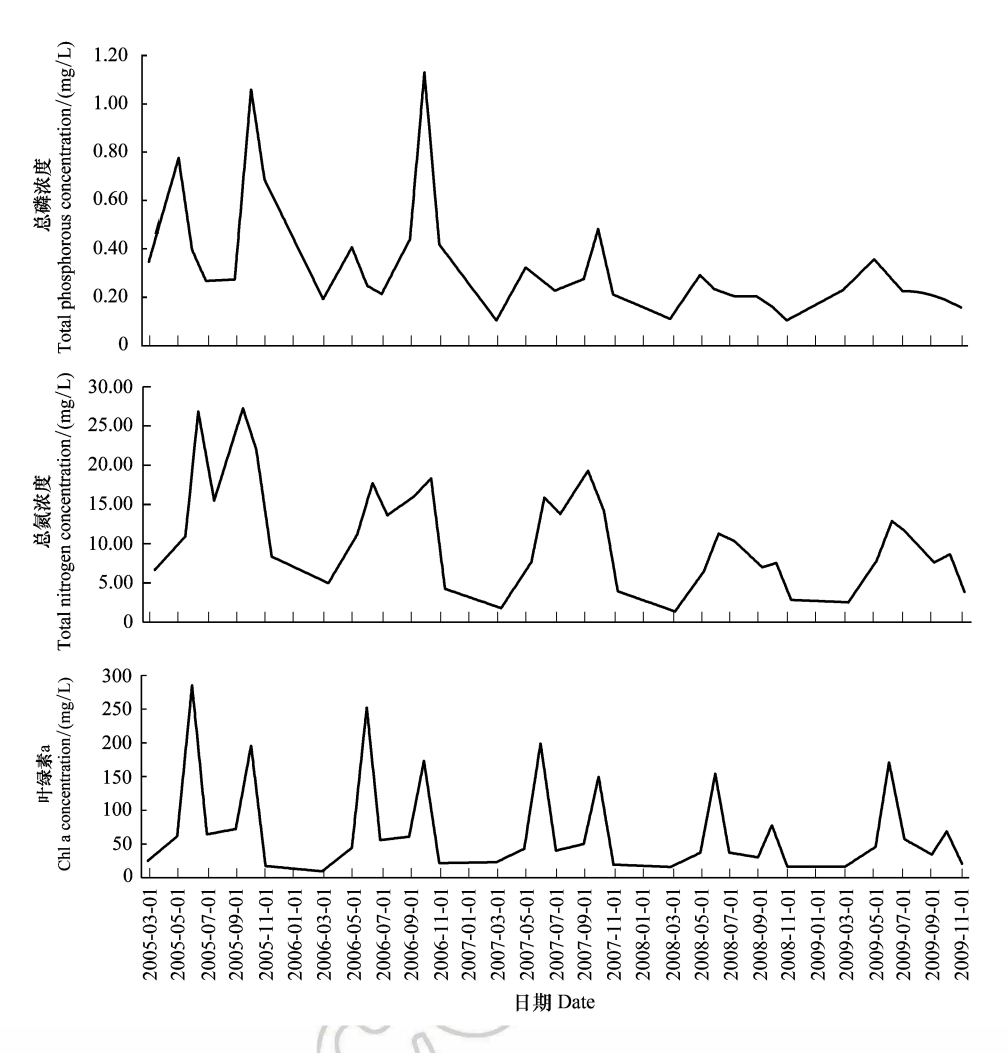


图 3　2005—2009 年期间白洋淀 TP,TN 和 Chl a 的季节变化

Fig.3　Seasonal variations for TP, TN, and Chl a in Baiyangdian Lake during the study in 2005—2009

3.4　白洋淀浮游和底栖路径能流分析

运用聚类分析结果表明,在 1990—1991 年和 2005—2006 年出现重要断点(α 值为 0.01)(图 4)。运用时间序列聚类分析的结果,并考虑所有功能组捕食、生产、消费、捕捞和生物量的变化情况,运用 EwE 模型模拟白洋淀生态系统在 1982 年、1990 年、1991 年、2005 年和 2006 年的能流变化,其中使用初级生产和消费来推导鱼类种群在相应时期的密度,并根据模拟的相关结果探讨富营养化对白洋淀浮游和底栖耦合食物网的结构和功能变化。

3.4.1　能流路径时空变化

EwE 模型假设系统内物质守恒,运用 EwE 模型模拟了不同时期白洋淀生态系统能流图(图 5)。能流模拟结果表明,在白洋淀生态系统中,来自碎屑的能流与来自初级生产者(包括浮游藻类、底栖藻类和大型沉水植物)的能流同等重要,这表示在白洋淀中碎屑食物链和捕食食物链均发挥重要作用。碎屑的主要来源是浮游藻类、底栖藻类和大型沉水植物,这些功能组贡献能量占到碎屑总能流的 85.95%—97.84% (图 5)。在白洋淀中,功能组的最高营养级为 3.11。根据 Odum[36] 有关营养级的理论,食物链长度越短,被生物可利用的能流占比越大。在白洋淀碎屑生物量计算过程中,综合考虑了浮游植物,底栖藻类和大型植物的初级生产力,白洋淀碎屑生物量与其他湖泊相比相对较高(299.9—464.6t/km^2);此外由于白洋淀属于封闭湖泊,不能进行碎屑出口,其实际生物量值可能高于报告值。

表 4 列出了白洋淀 EwE 模型在 1982 年、1990 年、1991 年、2005 年和 2006 年模拟后得到主要生态系统参

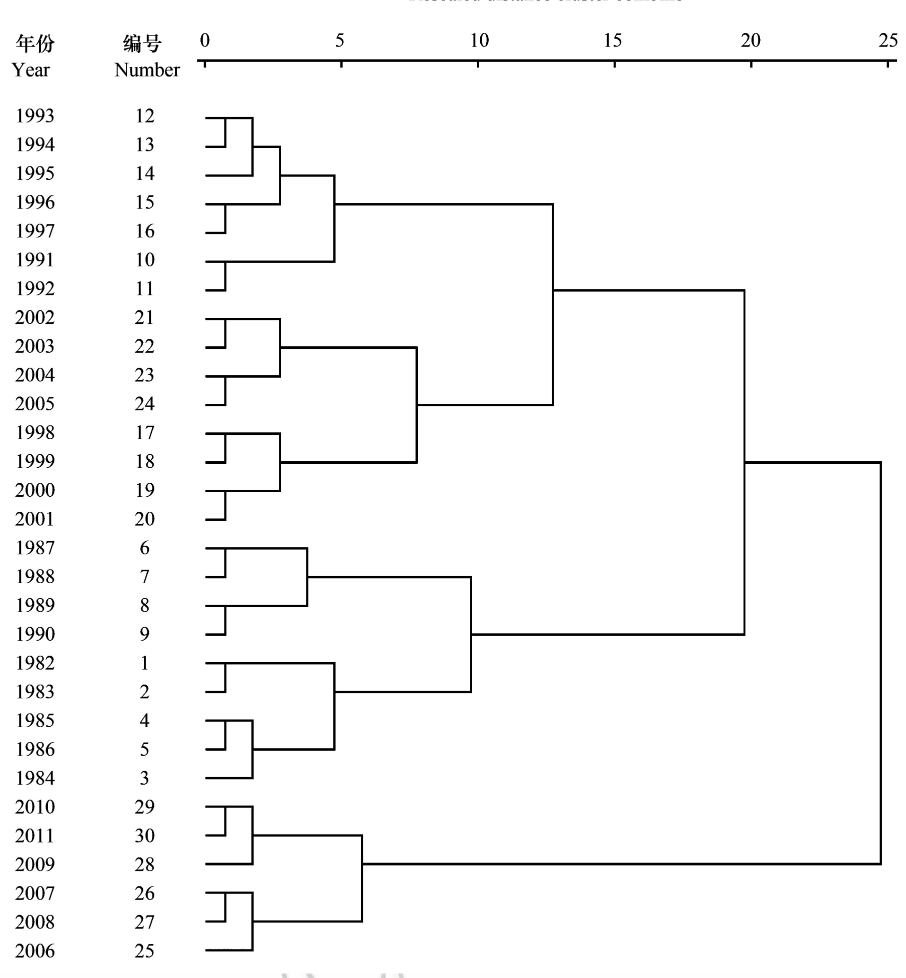


图 4 1982—2011 年时间序列聚类分析结果

Fig.4 The results of chronological clustering analysis during the period of 1982—2011

数(表 4)。在 1982 年,模拟得到的白洋淀生态系统的总初级净产量(TPP)、总初级生产/总呼吸(TPP/TR)和总初级生产量/总生物量 (TPP/TB),其中总生物量/系统总生产量(TB/TST)、总生物量(TB)、连接指数(CI)和 Finn[37]循环指数(FCI)相对较高,根据生态系统在发育和成熟阶段的特点,表明白洋淀生态系统处于相对成熟期。

从 1982—2006 年,TB 呈减少趋势,且下降比例高达 66.38%;从 1982—2005 年,NPP 和 TST 均呈上升趋势,但在 2006 年呈显著下降,下降比例分别为 35.84%和 35.71%,该现象可能与 2006 年大型沉水植物生物量急剧下降导致(图 5)。

在 1990—1991 年间,NPP、TPP / TR 和 TPP / TB 的值高于 1982 年,而 TB /TST、TB、CI 和 FCI 的值低于 1982 年,这表明白洋淀生态系统可能遭受结构转变,白洋淀生态系统从成熟状态转向发展阶段。

在 2005—2006 年,NPP、TPP/TR 和 TPP/TB 的值高于 1991 年,而 TB/TT、TB、CI 和 FCI 的值低于 1991 年,这表明白洋淀生态系统可能仍处于发展阶段。从 2005—2006 年,白洋淀的生态系统状况从发展阶段转向成熟阶段。这可能与白洋淀在这一时期实施了一系列生态恢复工程的结果,如跨流域调水,面源控制以及渔业发展限制政策。

从白洋淀生态系统 CI、总路径(TP)、路径平均长度(MLP)、FCI 和 Finn 的平均路径长度(FMPL)的时间变化来看,尽管白洋淀生态系统的规模增加,但生态系统内部的网状结构趋于减弱,例如:从 1982—2005 年,

FCI 值从 6.88 下降到 0.94,但在 2006 年略有增加。

能流 连接 收获 其他输出 流入碎屑 呼吸

2006年

营养级 Tophic level

3 2 1

肉食性鱼类 $B=1.2$ $P=1.0$ 0 1.8 0.9 $Q=3.4$

杂食性鱼类 $B=11.3$ $P=9.8$ 0 55.8 18.3 $Q=82.0$

草食性鱼类 $B=5.5$ $P=4.6$ 9.7 0 31.9 $Q=45.7$

其它鱼类 $B=5.4$ $P=5.8$ 0 10.6 30.8 $Q=45.7$

大型底栖动物 $B=13.7$ $P=20.8$ 0 41.8 138.5 $Q=199.2$

小型底栖动物 $B=2.6$ $P=9.1$ 47.4 177.4 $Q=233.1$

大型浮游动物 $B=5.4$ $P=113.4$ 548.1 2046.6 $Q=2700.0$

小型浮游动物 $B=0.9$ $P=46.9$ 239.8 840.2 $Q=1108.9$

碎屑 $B=293.9$ 15099.4

浮游藻类 $B=26.4$ 1188.6

底栖藻类 $B=14.3$ 432.7

大型沉水动物 $B=1396.0$ 14605.7 1.1

2005年

营养级 Tophic level

3 2 1

肉食性鱼类 $B=1.2$ $P=1.1$ 0 1.8 0.8 $Q=3.5$

杂食性鱼类 $B=11.8$ $P=11.4$ 0 57.1 19.2 $Q=85.6$

草食性鱼类 $B=5.3$ $P=4.7$ 0 9.2 30.2 $Q=43.6$

其它鱼类 $B=5.7$ $P=7.1$ 0 30.9 11.0 $Q=47.5$

大型底栖动物 $B=14.3$ $P=26.0$ 0 43.8 140.4 $Q=208.1$

小型底栖动物 $B=2.5$ $P=11.3$ 46.0 169.4 $Q=225.9$

大型浮游动物 $B=6.3$ $P=157.8$ 640.6 2366.3 $Q=3155.0$

小型浮游动物 $B=0.8$ $P=54.8$ 239.2 821.9 $Q=1095.9$

碎屑 $B=312.0$ 23134.5 TI=11.0

浮游藻类 $B=25.3$ 1362.5

底栖藻类 $B=14.6$ 575.5

大型沉水植物 $B=1547.0$ 22448.9 1.1

1991年

营养级 Tophic level

3 2 1

肉食性鱼类 $B=1.6$ $P=14$ 0 1.1 2.4 $Q=4.7$

杂食性鱼类 $B=14.2$ $P=12.7$ 0 54.0 17.4 $Q=33.3$

草食性鱼类 $B=2.9$ $P=2.6$ 5.0 0 16.7 $Q=24.1$

其它鱼类 $B=6.7$ $P=8.5$ 0 14.9 36.7 $Q=56.4$

大型底栖动物 $B=23.1$ $P=37.1$ 0 68.4 200.2 $Q=296.7$

小型底栖动物 $B=1.6$ $P=8.6$ 35.7 128.2 $Q=171.0$

大型浮游动物 $B=12.4$ $P=124.0$ 531.5 1860.0 $Q=2480.0$

小型浮游动物 $B=0.7$ $P=45.5$ 198.6 682.5 $Q=910.0$

碎屑 $B=464.6$ 6112.8 TI=11.0

浮游藻类 $B=12.2$ 1446.9

底栖藻类 $B=20.6$ 1519.4

大型沉水植物 $B=3452.0$ 4181.2 1.1





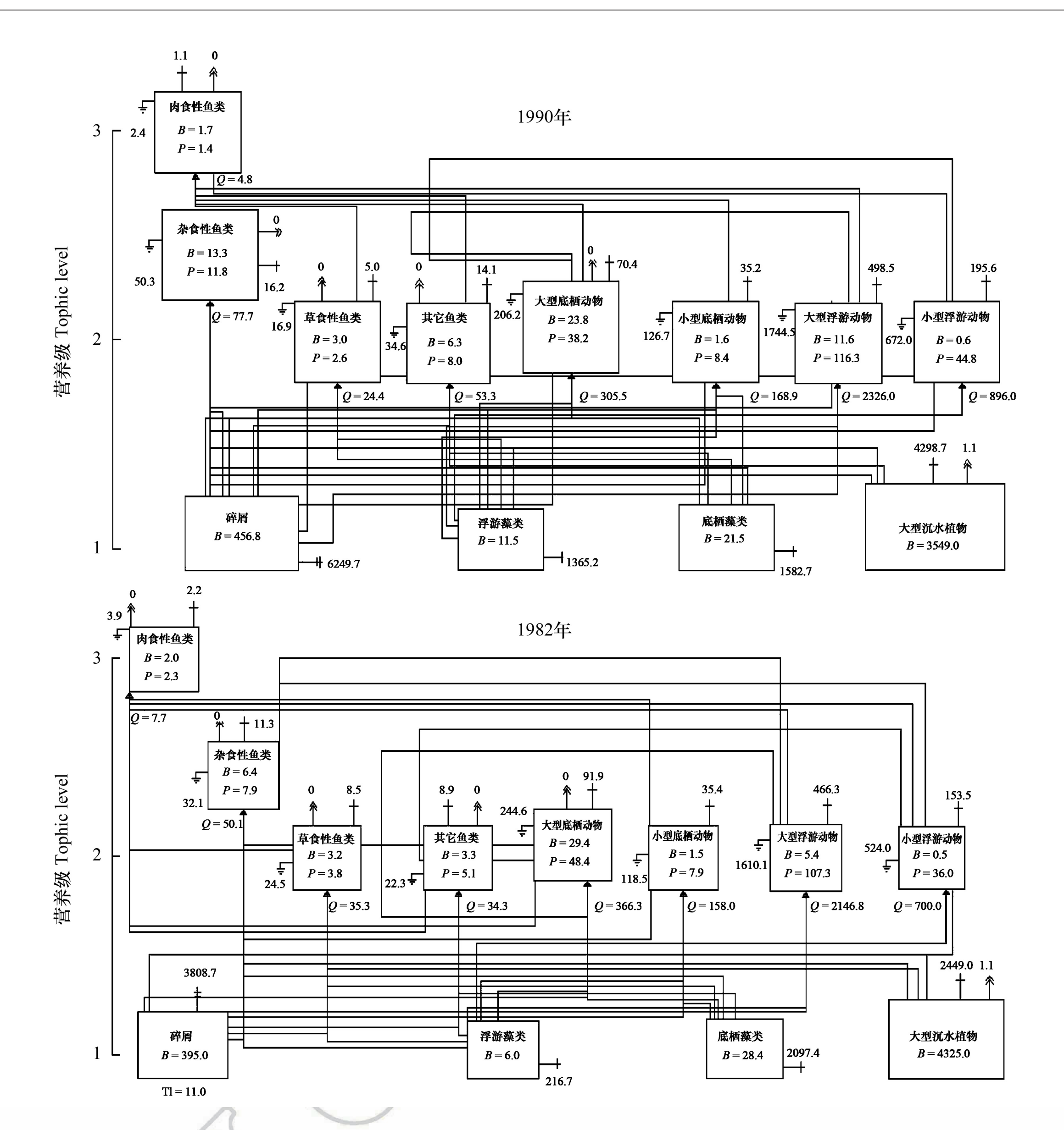


图 5 1982 年,1990 年,1991 年,2005 年和 2006 年白洋淀营养物质能量流程图

Fig.5 Energy flow in tropic level in Baiyangdian Lake in 1982, 1990, 1991, 2005, and 2006 years

Y 轴的方向与每个框的 TL 功能一致。每个框的面积与生物量的对数成比例;B 为生物量,Biomass;P 为生产量,Productivity; Q 为消费量,Consumption。流量表示为 t km^{-2} a^{-1};箭头反映每一组能量流动的方向;交点处的实心点表示两个流的连接

表 4 1982 年,1990 年,1991 年,2005 年和 2006 年的主要参数统计

Table 4 The main statistics parameter in the 1982、1990、1991、2005、2006 years

参数(单位或缩写) Parameter (Unit or abbrevation)	1982	1990	1991	2005	2006	发展阶段 Development stage	成熟阶段 Mature stage
消耗总和 Sum of consumption (SC) / (t km^{-2} a^{-1})	3498.50	3856.51	4026.21	4865.21	4418.00	—	—
输出总和 Sum of export (SE) / (t km^{-2} a^{-1})	3809.84	6250.83	6113.90	23135.58	15100.55	—	—
呼吸流入能量总和 Sum of respiration flow (SRF) / (t km^{-2} a^{-1})	2579.91	2853.61	2980.70	3618.07	3323.08	—	—
流入碎屑的能量总和 Sum of detritus flow (SFD) / (t km^{-2} a^{-1})	5541.17	8082.75	8020.08	25396.66	17143.61	—	—

续表

参数(单位或缩写) Parameter (Unit or abbrevation)	1982	1990	1991	2005	2006	发展阶段 Development stage	成熟阶段 Mature stage
系统总生产量 Total system production (TST) / (t km^{-2} a^{-1})	15429.40	21043.70	21140.88	57015.52	39985.24	—	—
生产总和 Sum of production (SP) / (t km^{-2} a^{-1})	8689.85	8871.63	8808.36	27575.98	17728.20	—	—
捕食者的平均营养级 Mean trophic level for consumers (MTLC)	2.41	2.43	2.45	2.37	2.32	—	—
净初级生产总值 Net primary production (NPP) / (t km^{-2} a^{-1})	8470.96	8568.04	8640.10	27301.88	17516.88	高	低
总初级生产/总呼吸 Total primary production/ Total respiration (TPP/TR)	1.28	2.03	2.88	7.55	5.27	≥1 or ≤1	≈1
食物网系统生产 Net system productivity (NSP) / (t km^{-2} a^{-1})	5891.05	5786.42	5587.40	23683.81	14193.80	—	—
总初级生产量/总生物量 Total primary productivity/Total Biomass (TPP/TB)	1.92	2.37	2.42	16.70	11.81	高	低
总生物量 Total Biomass (TB) / (t/km^2)	4410.95	3643.98	3548.19	1634.79	1482.73	低	高
总消费量 Total Consumption (TC) / (t km^{-2} a^{-1})	1.13	1.13	1.13	1.13	1.13	—	—
连接指数 Connection index (CI)	0.29	0.28	0.28	0.27	0.27	低	高
系统杂食指数 System omnivorous index (SOI)	0.03	0.03	0.03	0.04	0.04	—	—
总路径 Total pathway (TP)	66.00	63.00	61.00	60.00	58.00	—	—
路径的平均长度 Mean length for the pathway (MLP)	2.97	2.91	2.87	2.83	2.80	—	—
Finn 的循环指数 Finn cycle index FCI (%总生产量)	6.88	2.37	2.49	0.94	1.22	0—0.1	>0.5
Finn 的平均路径长度 Finn mean length for the pathway (FMPL)	16.03	2.31	2.33	2.13	2.17	—	—

3.4.2　TP、TN 与生物功能组生物量的回归分析

通过多元回归分析,12 个功能组与 TN、TP 的回归模型拟合情况和显著性较好(表 5)。其中肉食性鱼类、大型底栖动物、小型底栖动物、小型浮游动物、浮游藻类、底栖藻类、大型沉水植物与白洋淀中 TN、TP 拟合出线性模型;而草食性鱼类、杂食性鱼类、其他鱼类、大型浮游动物和碎屑与湖泊中 TN、TP 拟合出非线性模型,建立了富营养程度与白洋淀各功能组初级生产力与功能组生物量之间的关系。从浮游藻类、底栖藻类的回归方程可知,浮游藻类生物量会随 TN、TP 浓度的增加而增加,而底栖藻类生物量会因 TN、TP 的增加而减小,这是由于 TN、TP 增加浮游藻类大量增加,进而减少到达水体底部的光照强度,使底栖藻类的生长受到光限制[38-39]。在一定条件下,通过回归方程带入 TN、TP 值就能计算出各功能组生物量。

3.4.3　生态效率(EE)

在 1982—2011 年间,白洋淀生态系统中的生态效率(EE)存在很大差异(表 6),其中大部分消费者 EE 都接近 1,这表明消费者能同化食物中的能量。从 1982 年到 2006 年,浮游藻类的 EE 从 0.678 下降到 0.100,这表明大部分浮游藻类出现了死亡,这可能与富营养化造成浮游藻类大量爆发,进而引起浮游动物捕食压力下降。一方面,富营养化引起浮游藻类生物量增加,导致浮游藻类供过于求,过剩中的大部分浮游藻类自然凋亡通过沉降成为碎屑,在 1991 年碎屑生物量高达 464.6t/km^2(图 5)。另一方面,在湖泊生态系统中,通过细菌和原生动物等微生物功能组未包括在本研究中(因数据缺乏),浮游藻类的 EE 较低可能与功能组分析中未包含细菌也有一定关系,细菌生产可能占湖泊中总初级生产量的 8%—30%。这有待于进一步研究。

表 5 白洋淀 12 个功能组和 TP、TN 之间的多元回归分析

Table 5 Multiple regression analysis between the 12 compartments and nutrients in Baiyangdian Lake

功能组 Comparments	回归方程 Regression equation	相关性 Correlation	显著性 Significancy
肉食性鱼类 Carnivorous fish	$y=1.966-0.032x_1-0.146x_2$	$R^2=0.974$	0.013
草食性鱼类 Omnivorous fish	$y=6.219+36.392x_2-0.072x_1^2-38.062x_2{}^2+1.887x_1x_2$	$R^2=1.000$	0.000
杂食性鱼类 Herbivorous fish	$y=3.212-2.547x_2+0.014x_1^2+3.113x_2{}^2-0.211\ x_1x_2$	$R^2=1.000$	0.000
其他鱼类 Other fish	$y=3.2211+15.881x_2-0.031\ x_1^2-16.509\ x_2{}^2+0.810x_1x_2$	$R^2=1.000$	0.000
大型底栖动物 Macrobenthos	$y=29.030-0.666x_1-2.219.x_2$	$R^2=0.996$	0.004
小型底栖动物 Microbenthos	$y=1.366+0.059x_1-0.043x_2$	$R^2=0.980$	0.020
大型浮游动物 Macrozooplankton	$y=5.193+35.110x_2-0.076x_1^2-36.391x_2{}^2+1.\ 075x_1x_2$	$R^2=1.000$	0.000
小型浮游动物 Microzooplankton	$y=0.511+0.014x_1+0.066x_2$	$R^2=0.992$	0.008
浮游藻类 Phytoplankton	$y=5.665+0.939x_1+1.505x_2$	$R^2=1.000$	0.000
底栖藻类 Periphyton	$y=27.193-0.509x_1-3.602x_2$	$R^2=0.\ 955$	0.045
大型沉水植物 Macrophyte	$y=4381.738-135.658x_1-202.432x_2$	$R^2=0.999$	0.001
碎屑 Detritus	$y=393.031+398.492x_2-1.243x_1^2-436.697x_2{}^2+23.913x_1x_2$	$R^2=1.000$	0.000

x_1:TN 总氮,Total NitrogenTN; x_2:TP 总磷,Total Phosphorous

表 6 白洋淀各功能组生态效率时间变化

Table 6 The temporal variation forecotrophic efficiencies of each compartments in Baiyangdian Lake

生态效率 Population ecotrophic efficiencies	1982	1990	1991	2005	2006
肉食性鱼类 Carnivorous fish	0.727	0.876	0.863	0.864	0.834
草食性鱼类 Omnivorous fish	0.843	0.943	0.927	0.821	0.801
杂食性鱼类 Herbivorous fish	0.614	0.934	0.911	0.908	0.878
其他鱼类 Other fish	0.598	0.570	0.562	0.792	0.742
大型底栖动物 Macrobenthos	0.616	0.756	0.741	0.915	0.905
小型底栖动物 Microbenthos	0.515	0.826	0.809	0.928	0.918
大型浮游动物 Macrozooplankton	0.656	0.714	0.703	0.939	0.929
小型浮游动物 Microzooplankton	0.625	0.635	0.625	0.635	0.615
浮游藻类 Phytoplankton	0.678	0.373	0.358	0.102	0.100
底栖藻类 Periphyton	0.123	0.219	0.246	0.269	0.319
大型沉水植物 Macrophyte	0.547	0.131	0.106	0.107	0.070
碎屑 Detritus	0.313	0.227	0.245	0.089	0.119

在食物来源(浮游动物、底栖动物、浮游藻类、底栖藻类、大型沉水植物和碎屑)中,浮游动物和底栖动物具有较高 EE 值,其能量流可被传递到较高营养级;但浮游藻类和碎屑的能量流难以到达更高营养级上(表 6),且在自然生态系统中生态效率值不可能超过 0.5。在白洋淀中,肉食性鱼类是最高的捕食者(不包括鸟类),适度捕捞有助于其 EE 值升高,因此适度捕捞可以增强白洋淀生态系统中能量的利用效率。从 1982—2006 年,肉食性鱼类的营养级分别为 3.11、3.08、3.06、3.03 和 3.01,在这二十几年内营养级呈下降趋势,这可能与富营养化造成的生物多样性减少有关,并且鱼类种群结构趋于小型化和结构单一化。

由于白洋淀为浅水草型湖泊,大型挺水和沉水植物生物量相对较高,而白洋淀中草食性鱼种群数量相对较少,因此多数大型挺水和沉水植物不能作为食物来源,仅有小部分作为食物来源进入下一营养级,多数挺水和沉水植物成为碎屑来源,然后通过碎屑食物链再循环进入生态系统或沉积在湖底。

4 结论

基于底栖-浮游耦合食物网概念模型,构建了白洋淀 EwE 模型,模拟了 1982—2011 年间白洋淀生态系统的结构和功能变化,运用相关分析和回归分析方法,明晰了富营养化对白洋淀底栖-浮游耦合食物网的影响,

主要结论如下:

(1)从 1999 年之后白洋淀一直处于富营养化状态;尤其是在 1999—2001 年间富营养化情况严重,这与 20 世纪 80 年代以来,白洋淀流域工业、农业和水产养殖活动的迅速发展导致大量外源营养物质(从扩散和点源)流入白洋淀有关;2002 白洋淀因干淀引入黄河水,使得白洋淀 TN、TP 浓度迅速下降,此后随着流域内生产和生活大量排放污染物,TN、TP 又呈上升趋势,但在 2009 年以后 TN、TP 浓度再次呈现下降趋势。

(2)EwE 模型模拟结果表明从 1982—2006 年,在 1982 年白洋淀生态系统处于相对成熟期,此后由于营养条件变化白洋淀生态系统从成熟状态转向发展阶段;从 2005—2006 年,白洋淀的生态系统状况又从发展阶段转向成熟阶段;时间变化来看,尽管白洋淀生态系统的规模增加,但生态系统内部的网状结构趋于减弱。

(3)运用 Pearson 相关分析结果表明,浮游植物与 TN($r=0.67$,$P<0.01$)和 TP($r=0.37$,$P<0.05$)呈显著正相关,而底栖藻类和大型沉水植物与 TN($r=0.77$,$P<0.01$;$r=0.67$,$P<0.01$)和 TP($r=0.54$,$P<0.01$;$r=0.36$,$P<0.05$)呈显著负相关。因此,富营养化是白洋淀底栖初级和次级生产力向浮游初级和次级生产力转变的主要驱动力。

参考文献(References):

[1] Vander Zanden M J, Vadeboncoeur Y. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. Ecology, 2002, 83: 2152-2161.

[2] Vander Zanden M J, Chandra S, Park S K, Vadeboncoeur Y, Goldman C R. Efficiencies of benthic and pelagic trophic pathways in a subalpine lake. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2006, 63: 2608-2620.

[3] Vadeboncoeur Y, Peterson G, Vander Zanden M J, Kalff J. Benthic algal production across lake size gradients: interactions among morphometry, nutrients, and light. Ecology, 2008, 89(9): 2542-2552.

[4] Krause-Jensen D, Markager S, Dalsgaard T. Benthic and pelagic primary production in different nutrient regimes. Estuaries and Coasts, 2012, 35(2): 527-545.

[5] Xu F, Yang Z F, Chen B, Zhao Y W. Ecosystem health assessment of the plant-dominated Baiyangdian Lake based on eco-exergy. Ecological Modelling, 2011, 222(1): 201-209.

[6] Zhang L L, Liu J L, Li Y, Zhao Y W. Application the AQUATOX model for ecological risk assessment of polychlorinated biphenyls (PCBs) for Baiyangdian Lake, North China. Ecological Modelling, 2013, 265: 239-249.

[7] 马晓利, 刘存歧, 刘录三, 王瑜, 王军霞, 张亚娟. 基于鱼类食性的白洋淀食物网研究. 水生态学杂志, 2011, (04): 85-90.

[8] 陈伟明, 黄翔飞, 周万平, 等. 湖泊生态系统观测方法. 北京: 中国环境科学出版社, 2005: 17-37.

[9] Christensen V, Walters C. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. Ecological Modelling, 2000, 172: 109-139.

[10] Pauly D, Christensen V, Walters C. Ecopath, ecosim, and ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 2000, 57(3): 697-706.

[11] Christensen V, Walters C. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. Ecological Modelling, 2000, 172: 109-139.

[12] Christensen V, Walters C J, Pauly D. Ecopath with Ecosim: A User's Guide. Fisheries Center, University of British Columbia, Vancouver and ICLARM, 2000, Malaysia.

[13] Xu M Q, Zhu J, Huang Y Y, Gao Y R, Zhang S, Tang Y J, Yin C Q, Wang Z J. The ecological degradation and restoration of Baiyangdian Lake, China. Journal of Freshwater Ecology, 1998, 13(4): 433-446.

[14] 邢晓光. 白洋淀轮虫、枝角类、桡足类的群落生态学研究[D]. 保定:河北大学, 2007.

[15] 李源. 白洋淀水环境稳态特征研究[D]. 济南:山东师范大学, 2010.

[16] Liu C, Liu L, Shen H. Seasonal variations of phytoplankton community structure in relation to physico-chemical factors in Lake Baiyangdian, China. Procedia Environmental Sciences, 2010, 2: 1622-1631.

[17] 陈龙, 谢高地, 鲁春霞, 裴厦, 张昌顺. 水利工程对鱼类生存环境的影响——以近 50 年白洋淀鱼类变化为例. 资源科学, 2011, (08): 1475-1480.

[18] 刁晓君, 黄彩虹, 何连生, 孟睿, 孟繁丽, 舒俭民, 袁冬海. 白洋淀草型与藻型湖泊沉水植物群落结构差异及影响因素. 湿地科学, 2013, (03): 366-371.

[19] Zhang L L, Liu J L. AQUATOX coupled foodweb model for ecosystem risk assessment of Polybrominated diphenyl ethers (PBDEs) in lake ecosystems. Environmental Pollution, 2014, 191: 80-92.

[20] Hall D J, Threlkeld S T, Burns C W, Crowley P H. The size efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. Annual

Review of Ecology Evolution and Systematics, 1976, 7: 177-208.

[21] Jones J G. Guide to Methods for Estimating Microbial Numbers and Biomass in Fresh Water. In Guide to methods for estimating microbial numbers and biomass in fresh water. Freshwater Biological Association, 1979.

[22] Jørgensen S E, Nielsen S N, Jørgensen L A. Handbook of Ecological Parameter and Ecotoxicology. Elsevier, 1991, Amsterdam.

[23] Christensen V, Walters C J, Pauly D. Ecopath with Ecosim: A User's Guide. Fisheries Center. University of British Columbia, Vancouver and ICLARM, Malaysia, 2000.

[24] Fetahi T, Mengistou S. Trophic analysis of Lake Awassa (Ethiopia) using mass-balance Ecopath model. Ecological Modelling, 2007, 201: 398-408.

[25] Mengistou S. Species Composition, Dynamics and Production of the Dominant crustacean Zooplankton in Lake Awassa, Ethiopia. PhD Thesis. University of Waterloo, Ontario, Canada, 1989.

[26] Han J H, Kumar H K, Lee J H, Zhang C I, Kim S W, Lee J H, Kim S D, An K G. Integrative trophic network assessments of a lentic ecosystem by key ecological approaches of water chemistry, trophic guilds, and ecosystem health assessments along with an ECOPATH model. Ecological Modelling, 2011, 222(19): 3457-3472.

[27] Allen K R. Relationship between production and biomass. Journal of the Fisheries Board of Canada, 1971, 28: 1573-1581.

[28] Pauly D, Christensen V, Walters C. Ecopath, ecosim, and ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 2000, 57(3): 697-706.

[29] Pauly D. Length-converted catch curves: a powerful tool for fisheries research in the tropics (III: conclusion). Fishbyte, 1984, 2(3): 9-10.

[30] Carrer S, Opitz S. Trophic network model of a shallow water area in the northern part of the Lagoon of Venice. Ecological Modelling, 1999, 124: 193-219.

[31] Ulanowicz R, Puccia C. Mixed trophic impacts in ecosystems. Ceonoces, 1990, 5: 7-16.

[32] Carlson R E. A trophic state index for lakes. Limnology and Oceanography, 1977, 22 (2): 361-369.

[33] Forsberg G, Ryding S O. Eutrophication parameters and trophic state indices in 30 waste receiving Swedish lakes. Archiv Fur Hydrobiologie, 1980, 89: 189-207.

[34] Morris D P, Lewis W M. Phytoplankton nutrient limitation in Colorado mountain lakes. Freshwater Biology, 1988, 20 (3): 315-327.

[35] Downing J A, McCauley E. The nitrogen: phosphorus relationship in lakes. Limnology and Oceanography, 1992, 37: 936-945.

[36] Odum E P. The strategy of ecosystem development. Science, 1969, 164: 262-270.

[37] Finn J T. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. Journal of Theoretical Biology, 1976, 56: 363-380.

[38] Sand-Jensen K, Borum J. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. Aquatic Botany, 1991, 41(1): 137-175.

[39] Vadeboncoeur Y, Jeppesen E, Vander Zanden M J, Schierup H H, Christoffersen K, Lodge D M. From Greenland to green lakes: cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes. Limnology and Oceanography, 2003, 48(4): 1408-1418.